

Untersuchungen über die Variabilität der Rädertiere: *V. Dimorphismus und Bisexualität bei Asplanchna* *

von

Herbert KIECHLE und Hans BUCHNER

Zoologisches Institut der Universität München
(Direktor: Prof. Dr. H. Autrum)

Mit 4 Textabbildungen

*Meinem hochverehrten Lehrer und Freund Prof. J. Seiler
zu seinem 80. Geburtstag. H. Buchner.*

A. EINLEITUNG: DAS PROBLEM

Verschiedene Arten der Gattung *Asplanchna* besitzen, ähnlich wie auch andere Rädertierarten, die Potenz zu starker Variabilität. So fand DADAY (1888) bei *Asplanchna sieboldi* (LEYDIG), dass neben den von LEYDIG (1855) beschriebenen sackförmigen Weibchen zeitweise eine zweite Weibchenform mit mehreren konischen Erhöhungen oder Fortsätzen auftritt, die in ihrem Umriss an den der Männchen erinnert. WIERZEJSKI (1893), LANGE (1911) und WESENBERG-LUND (1930) bestätigten diese Beobachtung. LANGE bezeichnete die sackförmigen Tiere als *forma leydigii*, die männchenförmigen, durch Seitenanhänge ausgezeichneten Tiere als *forma ebbesbornii*. MITCHELL (1913) beschrieb schliesslich eine dritte, sehr grosse und glockenförmige Varietät (die *forma amphora* von

* Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

VOIGT, 1957), die sich kannibalisch von Männchen und Weibchen der eigenen Art ernähren soll.

Bei anderen *Asplanchna*-Arten wurden ähnliche Variationen gefunden. Bei *A. brightwelli* GOSSE beschrieben WANICZOWSKA (cit. nach DE BEAUCHAMP, 1928), POWERS (1912) und BIRKY (1964) einen Dimorphismus. BIRKY bezeichnete die sackartigen Weibchen als α -Form, die „männchenförmigen“ Weibchen als β -Form. *Asplanchna silvestris* DADAY zeigt nach ROUSSELET (1913) beide, *A. amphora* WESTERN sogar drei Varietäten (VOIGT, 1957). Abweichend variiert *A. priodonta* GOSSE: In manchen Teichen verlängern sich die Weibchen mit dem Ansteigen der Temperatur schlauchartig, so dass das Verhältnis von Länge zu Breite von 2:1 auf 5:1 ansteigt. Bisher nicht bekannt ist ein Dimorphismus nur bei *A. herricki* DE GUERNE und bei *A. intermedia* HUDSON (DE BEAUCHAMP, 1928; VOIGT, 1957). Zwar sind auch von *A. girodi* DE GUERNE nur sackförmige Weibchen bekannt, doch ist diese Art vielleicht selbst nur eine Varietät von *A. brightwelli* GOSSE (DE BEAUCHAMP, 1951; VOIGT, 1957).

Um einen Überblick über die verschiedenen Arten von *Asplanchna* und die oft verwirrenden Synonyme zu erleichtern, sind in der Tab. 1 das System der mitteleuropäischen Asplanchnen

TABELLE 1.

Zahl der morphologischen Varietäten bei den mitteleuropäischen Asplanchna-Arten.

Art	Synonym	Zahl der Varietäten
<i>A. herricki</i> DE GUERNE		1
<i>A. priodonta</i> GOSSE		2
<i>A. sieboldi</i> (LEYDIG)	<i>A. amphora</i> HUDSON <i>A. ebbesbornii</i> HUDSON	3
<i>A. brightwelli</i> GOSSE	<i>A. bowesi</i> <i>A. girodi</i> DE GUERNE (?)	2
<i>A. silvestris</i> DADAY		2
<i>A. amphora</i> WESTERN	<i>A. brightwelli</i> HARRING	3
<i>A. girodi</i> DE GUERNE	ev. = <i>A. brightwelli</i> GOSSE	1 (ev.2)
<i>A. intermedia</i> HUDSON	oft mit <i>A. brightwelli</i> GOSSE verwechselt	1

(in Anlehnung an VOIGT, 1957) und das Auftreten morphologischer Varietäten zusammengestellt.

Über die Ursache der morphologischen Variationen haben LANGE (1911), MITCHELL (1913) und BIRKY (1964) berichtet. Nach LANGE schlüpfen aus den Dauereiern von *A. sieboldi* stets sackförmige Tiere. Bei der von ihm gebotenen Futtermischung aus Brachioniden, *Triarthra*, *Pandorina* und *Euglena* traten in der dritten Generation erste Andeutungen von Seitenanhängen auf. In der 7. Generation waren alle Weibchen der *f. ebbesbornii* zuzurechnen. MITCHELL fand bei der gleichen Art, dass Nahrungswechsel die Formänderung auslöst. Werden an Stelle von *Paramecium* als Futter *Oxytricha*, *Euglena*, *Moina*, *Hydatina* oder *Brachionus* geboten, so entstehen aus den Weibchen der *f. leydigii* innerhalb weniger Generationen Weibchen der *f. ebbesbornii*. Durch Hunger kann diese Formänderung wieder rückgängig gemacht werden.

Dass die beiden bei heterogonen Rädertieren bekannten Fortpflanzungsarten nicht einer der beiden Varietäten fest zuzuordnen sind, war bereits DADAY (1881) klar. In beiden Varietäten traten miktische und amiktische Weibchen auf. Damit war aber noch nicht ausgeschlossen, dass die beiden Varietäten eine der beiden Vermehrungsarten bevorzugten. Tatsächlich war in MITCHELLS Zuchten bei der *f. leydigii* die Produktion von Männchen selten, bei der *f. ebbesbornii* aber häufig.

BIRKY (1964) kommt bei *A. brightwelli* GOSSE im wesentlichen zu gleichen Ergebnissen. Die α -Form (sie entspricht der *f. leydigii*) trat bei Fütterung mit Paramecien, die β -Form (= *f. ebbesbornii*) nach Fütterung mit *Eudorina* auf. Die mit *Eudorina* ernährten Tiere sind zudem grösser, neigen zu einer höheren Bisexualitätsrate und haben nur wenige Nachkommen. BIRKY vermutete daher, dass α - und β -Form nicht nur morphologisch, sondern ebenso physiologisch wohl unterschieden sind.

Im Gegensatz dazu fanden aber weder BUCHNER u. MULZER (1961) bei *Keratella quadrata* noch RAUH (1963) bei *Brachionus calyciflorus* eine Bindung der Fortpflanzungsart an bestimmte Varietäten. Daher sollte an einer *Asplanchna*-Art (*A. sieboldi* LEYDIG) erneut überprüft werden, ob ein kausaler Zusammenhang zwischen morphologischer Varietät einerseits und Vermehrungsrate sowie Neigung zur Bisexualität andererseits besteht.

B. MATERIAL UND METHODE

Die Versuchstiere gehören einer parthenogenetischen Linie (Klon) von *Asplanchna sieboldi* (LEYDIG) an, deren Stammutter im Mai 1964 im Ismaninger Speichersee bei München gefunden wurde. Die Tiere wurden bei $22 \pm 1^\circ \text{C}$ in täglich erneuerter Erdlösung gezüchtet (BUCHNER, 1936) und mit *Paramecium caudatum* gefüttert. Das Futter wurde zweimal täglich in einer solchen Menge zugesetzt, dass die Tiere zwar stets Nahrung hatten, jedoch eine Anreicherung von Abfallstoffen und eine damit verbundene Unterdrückung der Bisexualität vermieden wurde (BUCHNER u. KIECHLE, 1965).

Ein Teil der Asplanchnen wurde in Einzelzucht, ein anderer Teil in Massenzucht gehalten. Bei der Einzelzucht wurden die neugeborenen Töchter täglich zweimal abgefangen und einzeln in 3 ml Erdlösung weitergezüchtet. Mit dieser — aus technischen Gründen allerdings begrenzten — Methode war es möglich, die Stellung jedes Individuums innerhalb seiner Generation genau zu erkennen. In den Massenzuchten wurden am Ende des Versuches alle Weibchen isoliert und solange einzeln gehalten, bis auf Grund ihrer Nachkommen (Männchen, Weibchen, Dauerei) ihre amiktische oder miktische Natur festgestellt werden konnte.

Die bei bestimmten Versuchen als Futter verwendeten *Brachionus*-Arten (*Br. calyciflorus* und *Br. urceolaris*) wurden in Erdlösung gezüchtet und mit *Chlorella* und Hefe gefüttert.

C. VERSUCHSERGEBNISSE

1. DIE FORMÄNDERUNG BEI FUTTERWECHSEL

Wie in der Einleitung beschrieben, konnten MITCHELL (1913) und BIRKY (1964) durch qualitative Verschiedenheiten des Futters Formänderungen auslösen. Diese Beobachtung bestätigte sich auch in unseren Experimenten: Die mit Paramecien ernährten Weibchen waren ausnahmslos sackförmig, also der *f. leydigii* zuzurechnen. Ihre Länge schwankte zwischen 0,6 und 1,0 mm (Mittelwert $0,8 \pm 0,01$ mm) (Fig. 1). Wurden die Paramecien als Futter durch *Brachionus calyciflorus* ersetzt, so änderte sich die Körperform der

nächstfolgenden Generationen nicht. Erst ab der 6. Generation nach dem Futterwechsel traten bei den Weibchen die ersten Anzeichen eines Formwechsels auf: Das Körperende wurde schmaler und spitzer (Fig. 2). Ausserdem war in diesen Anfangsstadien ein dorsal

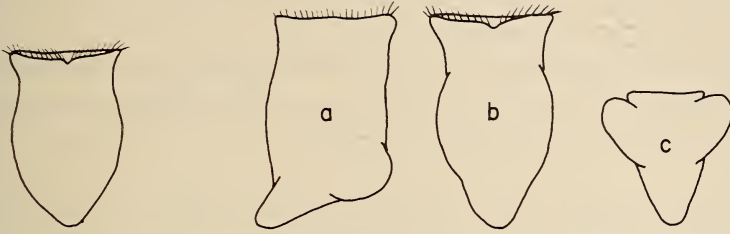


ABB. 1.

Asplanchna sieboldi.
Dorsalansicht der
forma *leydigii*.

ABB. 2.

Asplanchna sieboldi. Übergangsstadium zwischen
der *f. leydigii* und der *f. ebbesbornii*. a) Lateral-, b)
und c) Dorsalansicht; c) kontrahiertes Tier.

gelegener, mehr rundlicher Höcker angedeutet. Laterale Fortsätze liessen sich bei den normal schwimmenden Weibchen nicht erkennen (Fig. 2b). Wenn sie aber den Kopf einzogen, so wurden durch den Druck der Leibeshöhlenflüssigkeit seitlich kleine konische Fortsätze ausgestülpt (Fig. 2c). Erst in der 8. Generation traten Tiere auf, die auch bei normaler Haltung Lateralfortsätze besaßen. Zudem waren dorsaler und ventraler Fortsatz grösser und spitzer geworden. Fig. 3 zeigt die typische *f. ebbesbornii*, für deren endgültige Ausprägung in unseren Versuchen somit acht Generationen erforderlich waren. Ebenso entstanden Weibchen der *f. ebbesbornii* nach der

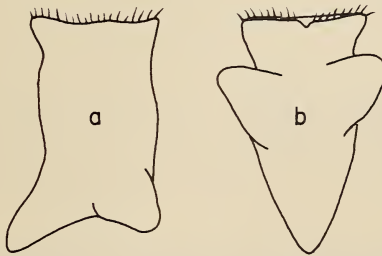


ABB. 3.

Asplanchna sieboldi. Lateral- (a) und Dorsalansicht (b) der *f. ebbesbornii*.

Umstellung der Fütterung von Paramecien auf *Brachionus urceolaris*, *Keratella quadrata* und *Eudorina elegans*. Ein Zusatz von *Euglena* oder *Chlorella* zum Paramecienfutter löste dagegen keine Variation aus. Entgegen den Angaben von MITCHELL (1913) reichte bei uns reine *Euglena*- oder *Chlorella*-Nahrung nicht aus, um die Zucht über mehrere Generationen zu erhalten (BUCHNER, KIECHLE u. HAMM, 1965).

Bei der Rückkehr zu reiner Parameciennahrung verliert die *f. ebbesbornii* in zwei bis vier Generationen ihre Seitenanhänge und wird wieder zur sackförmigen *f. leydigii*.

2. KÖRPERGRÖSSE UND NACHKOMMENZAHL BEIDER VARIETÄTEN

Da die Grösse der Asplanchnen bei höheren Temperaturen im Mittel abnimmt, wurden alle Zuchten bei $22 \pm 1^\circ \text{C}$ gehalten. Um altersbedingte Differenzen zu vermeiden, bestimmten wir die Länge der Weibchen stets zwei Tage nach deren Geburt, also nach dem Abschluss der praefertilen Phase und nach der Geburt der ersten Töchter (BUCHNER, KIECHLE u. HAMM, 1965). Bei Tieren dieses Alters fanden wir für beide Formen die in Tab. 2 angegebenen Längen.

TABELLE 2.

*Körperlänge der Weibchen von Asplanchna sieboldi
nach verschiedener Fütterung.*

forma	Futter	Körperlänge			n
		Min.	Max.	Mittel	
<i>leydigii</i>	<i>Paramecium caudat.</i>	0,6	1,0	$0,8 \pm 0,01 \text{ mm}$	540
<i>ebbesbornii</i>	<i>Brachion. calycifl.</i>	0,8	1,3	$1,0 \pm 0,01 \text{ mm}$	410
	<i>Brachion. urceolaris</i>	0,9	1,2	$1,0 \pm 0,02 \text{ mm}$	55
	<i>Eudorina elegans</i>	0,6	1,2	$0,9 \pm 0,03 \text{ mm}$	31

Die Tiere waren somit bei Fütterung mit Paramecien am kleinsten, bei Fütterung mit Brachioniden am grössten. Da ausser dem Futter alle Milieubedingungen identisch waren, können die Grössen-

differenzen nur auf die qualitativen Unterschiede der Nahrungsorganismen zurückgeführt werden.

Als Nachkommenzahl für einzeln gezüchtete amiktische Weibchen der *f. leydigii* fanden wir bei Paramecien-Nahrung im Mittel $16,6 \pm 0,2$ Töchter pro Muttertier ($n = 437$), für amiktische Weibchen der *f. ebbesbornii* bei Fütterung mit *Brachionus urceolaris* $16,9 \pm 0,3$ Töchter ($n = 84$). Deutlich geringer war die Töchterzahl bei einer Fütterung mit *Eudorina elegans*. Hier hatten 40 amiktische Weibchen im Mittel nur $6,7 \pm 0,5$ Töchter. Eine weitere Ausdehnung der Versuche mit *Brachionus urceolaris* war nicht möglich, da wir diese Art nicht in grösserem Umfang züchten konnten. Die geringe Zahl der Experimente mit *Eudorina* beruht darauf, dass sich *Asplanchna* mit dieser Grünalge als Futter nur schwer halten lässt.

Wir können also feststellen, dass die Zahl der Töchter eines amiktischen Weibchens von der Qualität des Futters abhängt und dass beide Varietäten eine identische Vermehrungspotenz besitzen.

3. KÖRPERFORM UND NEIGUNG ZUR BISEXUALITÄT

In Übereinstimmung mit den Befunden von BIRKY (1964) an *A. brightwelli* löste ein Wechsel von der Ernährung mit *Paramecien* zur Fütterung mit *Eudorina* auch bei *A. sieboldi* eine Zunahme der Bisexualität aus (Tab. 3).

TABELLE 3.

Asplanchna sieboldi. Zahl der miktischen Weibchen bei Fütterung mit *Paramecium* bzw. mit *Eudorina*

Generation	Anteil miktischer Weibchen bei Fütterung mit	
	<i>Paramecien</i>	
M	1,6% ($n = 63$)	
	<i>Paramecien</i>	<i>Eudorina</i>
N ₁	2,9% ($n = 210$)	23,8% ($n = 164$)
N ₂	3,3% ($n = 211$)	26,2% ($n = 103$)

Das Gleiche ist der Fall bei der Umstellung auf Fütterung mit *Brachionus urceolaris* oder *Br. calyciflorus*. Tabelle 4 vergleicht die Bisexualität von sieben Geschwisterzuchten: Von sieben Weibchen wurden je zwei kurz nacheinander geborene, also etwa gleichalte amiktische Töchter isoliert weitergezüchtet. Eine der beiden Schwestern und ihre Nachkommen wurden mit *Paramecium*, die andere ¹ ebenfalls zusammen mit ihren Nachkommen — mit *Brachionus urceolaris* gefüttert. Nach fünf Tagen wurden alle Tiere der 14 Zuchten isoliert und durch Aufzucht der Anteil miktischer Weibchen bestimmt.

TABELLE 4.

Asplanchna sieboldi. Zahl der miktischen Weibchen nach fünf Tagen Fütterung mit *Paramecium* bzw. *Brachionus urceolaris*.

Zucht Nr.	Anteil miktischer Weibchen bei Fütterung mit		Statistische Sicherung
	<i>Paramecium</i>	<i>Brach. urceol.</i>	
1	4,5% (n = 110)	17,3% (n = 75)	P < 0,0027
2	9,0% (n = 122)	33,0% (n = 91)	P < 0,0027
3	2,8% (n = 78)	10,7% (n = 84)	P < 0,0027
4	7,0% (n = 157)	13,2% (n = 106)	P = 0,006
5	3,4% (n = 88)	26,9% (n = 67)	P < 0,0027
6	4,4% (n = 68)	33,3% (n = 33)	P < 0,0027
7	6,8% (n = 103)	26,3% (n = 38)	P < 0,0027
Mittel	5,4 ± 0,9% (n = 726)	23,0 ± 3,5 (n = 494)	P < 0,0027

Wie die Tabelle 3 zeigt, stieg die Bisexualität bereits in der dem Futterwechsel folgenden Generation. Sämtliche Weibchen gehörten zu dieser Zeit noch der Varietät *leydigii* an. Die Körpergestalt der mit *Brachionus urceolaris* gefütterten Weibchen änderte sich erst viel später (s.o.). Die Diskrepanzen, die in der Determination der Körpergrösse, der Körperform und der Bisexualität auftraten, sollten durch folgendes Experiment genauer untersucht werden (Fig. 4). Die Tiere wurden über mehrere Generationen hinweg in Einzelzucht gehalten und ihre Körperform, ihre Körperlänge (jeweils zwei Tage nach der Geburt) und die Höhe der Bisexualität jeder Generation festgestellt. Gefüttert wurde zunächst mit *Paramecien*. Ein Teil der N₂-Weibchen erhielt aber wenige Stunden nach der Geburt

Brachionus calyciflorus als Futter, der andere Teil wurde zur Kontrolle weiterhin nur mit *Paramecien* gefüttert. Bereits die mit *Brachionus* gefütterten Tiere dieser Generation erreichten eine grössere Länge als ihre Mütter und die gleichalten Kontrolltiere, obwohl sie in den ersten Stunden ihres Lebens ebenfalls mit *Paramecien* gefüttert worden waren. Die Höhe der Bisexualität und die Körperform waren dagegen unverändert.

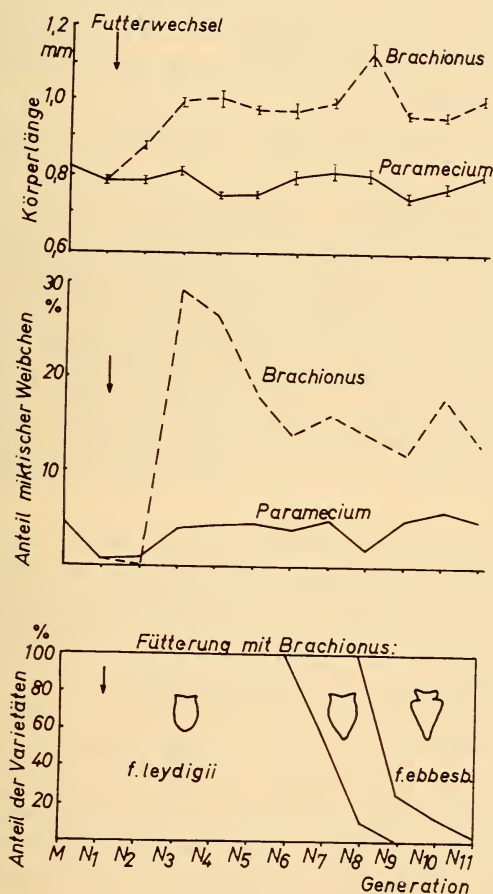


ABB. 4.

Asplanchna sieboldi. Körperlänge, Prozentsatz miktischer Weibchen und Anteil der Varietäten bei Fütterung mit *Paramecium caudatum* oder *Brachionus calyciflorus*.

In der folgenden N_3 -Generation hatten die mit *Brachionus* ernährten Weibchen die volle Grösse erreicht und waren zu einem grossen Teil (29%) miktisch, ihrer Körperform nach aber eindeutig der *f. leydigii* zuzurechnen. Die Kontrolltiere dagegen blieben in ihrer Grösse und in ihrer Neigung zur Bisexualität unverändert.

In den folgenden Generationen blieb die Körperlänge der mit *Brachionus* ernährten Tiere etwa gleich und war stets deutlich über der Länge der nur mit Paramecien ernährten Kontrolltiere. Die Bisexualität sank in der N_4 -Generation wieder ab, lag aber noch über der Mixis der Kontrollzuchten. Der Formwechsel begann dagegen erst in der N_7 -Generation, also sechs Generationen nach dem Futterwechsel.

Steigerung der Körperlänge, Erhöhung der Bisexualitätsrate und Änderung der Körperform wurden demzufolge durch den Futterwechsel ausgelöst, benötigten aber zu ihrer vollen Ausprägung verschieden lange: Die Körpergrösse änderte sich bereits bei den Tieren, die erstmals das neue Futter bekamen; die Fortpflanzungsart dieser Weibchen war bereits determiniert, änderte sich aber in der folgenden Generation, während die Umwandlung der Varietät *leydigii* in die *f. ebbesbornii* erst nach fünf Generationen einsetzte und nach weiteren zwei Generationen vollendet war. Die Generation mit der höchsten Bisexualitätsrate bestand demzufolge nur aus sackförmigen Tieren der *forma leydigii*.

Diese Beobachtungstatsachen werden durch weitere Versuche gestützt. Wie schon erwähnt, reichten für unsere Zuchten *Euglena* und *Chlorella* als alleiniges Futter für eine länger dauernde Zucht nicht aus. Wurden die Algen aber zusammen mit Paramecien geboten, so liessen sich die Kulturen unbegrenzt bei voller Vitalität erhalten. Ausserdem löste der Algenzusatz einen steilen Anstieg der Bisexualität aus. Die Körperform dagegen änderte sich nicht.

In Tab. 5 sind als Beispiele die Ergebnisse von drei Versuchen zusammengestellt. Einer mit Paramecien gefütterten Linie wurden drei Weibchen entnommen. Je zwei, etwa gleichalte Töchter dieser Tiere wurden isoliert unter verschiedenen Bedingungen weitergezüchtet. Eines erhielt zusammen mit seinen Nachkommen nur *Paramecium*, die Schwester und ihre Nachkommen aber zusätzlich *Euglena*. Nach sechs Tagen wurde der Anteil der miktischen Tiere in den sechs Zuchten bestimmt (Tab. 5).

TABELLE 5.

Asplanchna sieboldi. Anteil der miktischen Weibchen
nach sechs Tagen Fütterung mit *Paramecium* bzw.
mit einer *Paramecium-Euglena*-Mischung.

Zucht Nr.	Anteil miktischer Weibchen nach Fütterung mit		Statist. Sicherung
	<i>Paramecium</i>	<i>Param. + Euglena</i>	
1	6,8% (n = 88)	40,7% (n = 54)	P < 0,0027
2	9,1% (n = 77)	46,6% (n = 71)	P < 0,0027
3	7,5% (n = 94)	26,9% (n = 26)	P < 0,0027
1-3	7,7% (n = 259)	41,1% (n = 151)	P < 0,0027

Während in den Kontrollzuchten (reine *Paramecium*-Nahrung) die Neigung zur Bisexualität gering blieb, stieg in den mit *Paramecium + Euglena* gefütterten Kulturen die Zahl der miktischen Weibchen im Mittel auf mehr als 40% an. Diese Zunahme der Bisexualität war annähernd gleich jener, die wir bei der Umstellung von reiner *Paramecium*-Fütterung auf Fütterung mit *Eudorina* oder *Brachionus* beobachten konnten. Während aber bei diesen Umstellungen nach einigen Generationen die *f. ebbesbornii* auftrat,

TABELLE 6.

Asplanchna sieboldi. Anteil miktischer Weibchen
nach sechs Tagen Fütterung mit *Paramecium*, *Eudorina*,
Brachionus und *Paramecium + Chlorella*.

Zucht Nr.	Anteil miktischer Weibchen bei Fütterung mit		
	<i>Paramecium</i>	<i>Eudorina</i>	<i>Param. + Chlorella</i>
1	2,9% (n = 210)	23,8% (n = 164)	23,1% (n = 307)
2	3,3% (n = 211)	26,2% (n = 103)	27,7% (n = 271)
	<i>Paramecium</i>	<i>Brachion. urc.</i>	<i>Param. + Chlorella</i>
3	4,5% (n = 110)	17,3% (n = 75)	19,6% (n = 153)
4	7,5% (n = 120)	29,6% (n = 115)	24,1% (n = 170)

blieb — wie schon beschrieben — beim Zusatz von *Euglena* oder *Chlorella* die *f. leydigii* erhalten. Tabelle 6 vergleicht erneut Geschwisterzuchten mit verschiedener Fütterung. Das Ergebnis deckt sich mit dem der bisher geschilderten Experimente.

Der Algenzusatz steigert also die Neigung zur Bisexualität, ändert aber — auch bei monatelangen Versuchen — die Körperform nicht. Die Tiere sind eindeutig der *leydigii*-Varietät zuzurechnen.

Es wäre möglich, dass zwar die Grünalgen bisexualitätssteigernd und formändernd wirken, die Paramecien aber die Formänderung unterdrücken. Dann müsste ein Mischfutter aus *Brachionus* und *Paramecium* die gleiche Wirkung wie Algenzugabe zeigen: Weibchen der *f. leydigii* mit hoher Bisexualität. Im Versuch (Tabelle 7) nahm tatsächlich die Mixis der Weibchen stark zu. Aber diese wurden auch grösser und bildeten nach einigen Generationen die typischen Körperanhänge der *f. ebbesbornii* aus.

TABELLE 7.

Anteil miktischer Weibchen und Anteil der forma leydigii bei Fütterung mit Paramecium bzw. mit Brachionus + Paramecium. Gezählt wurden jeweils 100 Tiere.

Generation	Fütterung mit <i>Paramecium</i>		Fütterung mit <i>Brachionus</i> + <i>Paramecium</i>	
	Anteil mikt. Weibchen	Anteil der <i>f. leydigii</i>	Anteil mikt. Weibchen	Anteil der <i>f. leydigii</i>
M	7%	100%	7%	100%
N ₁	8%	100%	41%	100%
N ₂	12%	100%	38%	100%
N ₃	10%	100%	27%	100%
N ₄	9%	100%	21%	100%
N ₅	11%	100%	23%	82%
N ₆	8%	100%	24%	64%
N ₇	15%	100%	25%	22%
N ₈	12%	100%	23%	4%

Die *Paramecien* verhindern also nicht die Entstehung der *f. ebbesbornii*. Die Grünalgen steigern nur die Neigung zur Bisexualität; die Formänderung ist nicht mit dieser Steigerung der Mixis verknüpft.

D. DISKUSSION DER ERGEBNISSE

Nach den Befunden von MITCHELL (1913) und besonders von BIRKY (1964) schienen die beiden Formtypen, in denen die Mehrzahl der *Asplanchna*-Arten auftritt, morphologisch und fortpflanzungsphysiologisch geschieden: Die sackartigen Weibchen der *f. leydigii* (α -Typ nach BIRKY) sind im Mittel kleiner, haben im Durchschnitt eine höhere Nachkommenzahl und besitzen eine geringere Neigung zur Bisexualität als die Weibchen der *f. ebbesbornii* (β -Typ).

Letztere waren in unseren Zuchten von *Asplanchna sieboldi* deutlich grösser als die mit Paramecien gefütterten Tiere der *f. leydigii*. Dies stimmt mit den Angaben von MITCHELL für unsere Art, von WESENBERG-LUND (1939) für *Asplanchna amphora* WESTERN und von BIRKY (1964) für *A. brightwelli* GOSSE überein. Dagegen fand LANGE (1911) bei *A. sieboldi*, dass die Weibchen der *f. leydigii* die Weibchen der *f. ebbesbornii* an Grösse übertreffen. WESENBERG-LUND (1930) beschrieb beide Formen als gleich gross. Da LANGE für die Weibchen der *f. leydigii* eine Länge von nur 0,55-0,65 mm angibt, müssen die von ihm untersuchten Weibchen der *f. ebbesbornii* ungewöhnlich klein gewesen sein. Vielleicht handelte es sich bei ihnen um Hungerformen (nach MITCHELL würde allerdings Hunger die Ausbildung der *f. ebbesbornii* unterdrücken!) oder um sonstwie geschädigte Tiere, da alle amiktischen Weibchen nach sieben Generationen starben, ohne sich fortzupflanzen.

Auch in unseren Zuchten traten Weibchen der *f. leydigii* auf, die die gleiche Grösse besaßen, wie sie für die *f. ebbesbornii* typisch war: Wie beschrieben, nahm ja die Körpergrösse bereits bei den *leydigii*-Weibchen zu, die in ihrer Jugend auf Fütterung mit *Brachionus* umgestellt wurden. Mehrere Generationen lang traten dann grosse Weibchen auf, die aber in ihrer äusseren Gestalt nicht von *Paramecium*-ernährten Tieren der *f. leydigii* zu unterscheiden waren (Fig. 4). Der Futterwechsel löste wohl Änderungen der Körpergrösse und Körperform aus, doch verging eine verschieden lange Zeit bis zur beobachtbaren Ausprägung dieser Änderungen. Eine starre Korrelation zwischen Form und Grösse besteht somit nicht.

Über Unterschiede in der Nachkommenzahl beider Varietäten berichtete bisher nur BIRKY (1964) bei *A. brightwelli*. Bei *Parame-*

cium-Fütterung hatten die amiktischen Weibchen von zwei Klonen im Mittel 8-10 Töchter, bei *Eudorina*-Fütterung 1-2 Töchter pro Muttertier. Ähnlich grosse Unterschiede zeigten sich auch in unseren Versuchen mit *A. sieboldi*: 16,6 Töchter pro Mutter bei *Paramecium*-Fütterung gegenüber 6,7 Töchtern bei *Eudorina*-Fütterung. Doch sind diese Differenzen direkt vom Futter und nicht vom morphologischen Typ der Mutter abhängig: Die mit *Brachioniden* ernährten Weibchen der *f. ebbesbornii* hatten mit 16,9 Töchtern die gleiche Nachkommenzahl wie die Weibchen der *f. leydigii*.

Ein kausaler Zusammenhang zwischen dem morphologischen Typ und der Neigung zur Bisexualität erschien nach den Ergebnissen von MITCHELL (1913) und BIRKY (1964) wahrscheinlich. Beide Eigenschaften — Varietät und Höhe der Mixis — werden sicherlich vom Futter beeinflusst. Doch muss ein Nahrungswechsel nicht beide ändern, er kann auch — wie der Zusatz bestimmter Grünalgen — nur die Bisexualität steigern, die Körperform aber unbeeinflusst lassen. Ähnlich wie bei der Körpergrösse fehlt zudem beim Übergang zur Fütterung mit *Brachionus*, *Keratella* oder *Eudorina* ein zeitlicher Zusammenhang zwischen Formwechsel und Steigerung der Bisexualität. Die Mixis steigt bereits in der dem Futterwechsel folgenden Generation steil an und nimmt in der Folge wieder etwas ab. Zu dem Zeitpunkt, an dem die ersten Weibchen der *f. ebbesbornii* auftreten, ist dieses Maximum der Bisexualität längst überschritten. Damit ist es nicht möglich, den beiden Varietäten eine bestimmte Neigung zur Bisexualität zuzuordnen. Die Weibchen der *f. leydigii* können in ebenso hohem Masse miktisch sein wie die Tiere der *f. ebbesbornii*. Allerdings konnten wir bisher noch keine Milieusituation finden, in der die Weibchen der *f. ebbesbornii* sich ausschliesslich parthenogenetisch vermehren, wie dies bei der *f. leydigii* unter bestimmten Bedingungen zutrifft.

Hier mag daran erinnert werden, dass weder BUCHNER u. MULZER (1961) bei Freilandbeobachtungen an *Keratella*, noch RAUH (1963) in Versuchen mit *Brachionus calyciflorus* die Bevorzugung einer der beiden Fortpflanzungsarten durch bestimmte Varietäten fanden. Wurde durch bestimmte Milieueinwirkungen eine Erhöhung der Bisexualität von *Brachionus calyciflorus* ausgelöst, so blieb die Varietät der Kulturen davon unberührt (BUCHNER, MULZER u. RAUH, 1957).

E. ZUSAMMENFASSUNG

1. *Asplanchna sieboldi* tritt in mehreren Varietäten auf. Die hier beschriebenen Versuche sollten prüfen, ob die morphologisch gut unterschiedenen Varietäten *f. leydigii* und *f. ebbesbornii* — wie vielfach angenommen — auch fortpflanzungsbiologisch (Nachkommenzahl) und fortpflanzungsphysiologisch (Neigung zur Bisexualität) zu trennen sind.
2. Die beiden Varietäten lassen sich durch geeignete Fütterung gewinnen und durch den Wechsel des Futters beliebig ineinander umwandeln. Parameciumfütterung lässt die *f. leydigii*, Fütterung mit *Brachionus*-Arten, *Keratella* oder *Eudorina* lässt die *f. ebbesbornii* entstehen.
3. Die Weibchen der *f. ebbesbornii* wurden in unseren Zuchten meist grösser als gleichalte Tiere der *f. leydigii*. Eine starre Korrelation zwischen Form und Grösse besteht jedoch nicht.
4. Bei qualitativ verschiedener Fütterung traten deutliche Unterschiede in der Nachkommenzahl auf. Diese Unterschiede sind aber nicht den beiden morphologischen Varietäten zuzuordnen.
5. Auch die Neigung zur Bisexualität ist vom Futter abhängig. Doch lässt sich durch geeignete Fütterung die Zahl der miktischen Tiere steigern, ohne dass sich gleichzeitig oder später die Körperform ändert. Unter bestimmten Futterbedingungen besitzen Weibchen der *f. leydigii* eine gleich hohe Bisexualitätsrate wie Weibchen der *f. ebbesbornii*.
6. Bei Futterumstellungen, die sowohl die Neigung zur Bisexualität als auch Varietät und Körpergrösse ändern, treten diese Änderungen in sehr verschiedenem Abstand vom Futterwechsel auf. Die Körpergrösse ändert sich sofort, die Mixis steigt in der folgenden Generation, die Körpergestalt verändert sich dagegen erst sechs bis acht Generationen nach dem Futterwechsel.

SUMMARY

Asplanchna sieboldi occurs in several varieties. Experiments were made to find out if the morphologically different varieties

f. leydigii and *f. ebbesbornii* also differ, as it is often assumed, in biological (number of offspring) and physiological respect (bisexuality rate). Both varieties can be obtained by suitable feeding.

Though the females of *f. ebbesbornii* were mostly larger, no rigid correlation between form and size can be proved. Nor does the number of offspring, dependent on food, show any differences typical of either variety.

The bisexuality rate depends in the same way on the kind of food organisms. However, by suitable feeding the number of mictic animals can be increased without any change of variety occurring either at once or later. Given a certain diet, females of *f. leydigii* have the same bisexuality rate as females of *f. ebbesbornii*. After dietary changes, which affect the bisexuality rate as well as the variety and body size, the transformations do not occur simultaneously: The size changes immediately, the mixis increases in the following generation, the variety changes only six to eight generations after the diet was changed.

RÉSUMÉ

Asplanchna sieboldi présente plusieurs variétés. Les recherches qui font l'objet du présent travail visaient à déterminer si les variétés *f. leydigii* et *f. ebbesbornii*, morphologiquement bien distinctes, se différencient aussi par leur potentiel de multiplication (nombre de descendants) et leur mode de reproduction (tendance à la bisexualité). Les deux variétés peuvent être obtenues par l'emploi d'une nourriture appropriée.

Bien que les femelles de la *f. ebbesbornii* soient en général plus grandes, on ne constate aucune corrélation entre la forme et la grandeur. D'autre part, le pouvoir de multiplication, fonction de la nourriture, ne présente pas de différences inhérentes à l'une ou l'autre variété.

La disposition à la bisexualité dépend de la nature des organismes alimentaires. Il est possible d'augmenter le nombre des individus mictiques par une nourriture appropriée, sans qu'il en résulte un changement de forme immédiat ou tardif. Pour une alimentation donnée, la *f. leydigii* présente le même pourcentage de femelles mictiques que la *f. ebbesbornii*. Lors de changements de nourriture qui

affectent aussi bien la disposition à la bisexualité que la variété et la grandeur, ces modifications ne se produisent pas simultanément. La grandeur se modifie tout de suite, la bisexualité augmente à la génération suivante et la forme n'est affectée qu'après 6-8 générations.

F. LITERATURVERZEICHNIS

- BEAUCHAMP, P. 1928. *Coup d'œil sur les recherches récentes relatives aux rotifères et sur les méthodes qui leur sont applicables*. Bull. Biol. France-Belgique 62: 51-125.
- 1951. *Sur la variabilité spécifique dans le genre Asplanchna (Rotifères)*. Bull. Biol. France-Belgique 85: 137-175.
- BIRKY, C. W. 1964. *Studies on the Physiology and Genetics of the Rotifer, Asplanchna. I. Methods and Physiology*. Journ. exp. Zool. 155: 273-291.
- BUCHNER, H. 1936. *Experimentelle Untersuchungen über den Generationswechsel der Rädertiere*. Z.schr. induct. Abstamm.-Vererb.-lehre 72: 1-49.
- und KIECHLE, H. 1965. *Die Determination der heterogenen Fortpflanzungsarten bei den Rädertieren*. Naturwiss. 52: 647.
- KIECHLE H. und HAMM, P. 1965. *Zur Fortpflanzungsbiologie der Rädertiere*. Naturwiss. 52: 352.
- und MULZER, F. 1961. *Untersuchungen über die Variabilität der Rädertiere: II. Der Ablauf der Variation im Freien*. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 50: 330-374.
- MULZER, F. und RAUH, F. 1957. *Untersuchungen über die Variabilität der Rädertiere: I. Problemstellung und vorläufige Mitteilung über die Ergebnisse*. Biol. Zentralbl. 76: 289-315.
- DADAY, V. 1888. *Ein interessanter Fall der Heterogenesis bei den Rädertieren*. Math. u. Naturwiss. Ber. Ungarn 7: 140.
- LANGE, A. 1911. *Zur Kenntnis von Asplanchna sieboldi Leydig*. Zool. Anz. 38: 433-441.
- LEYDIG, F. 1855. *Über den Bau und die systematische Stellung der Rädertiere*. Z. wiss. Zool. 6: 1-120.
- MITCHELL, C. W. 1913. *Sex determination in Asplanchna amphora*. J. exper. Zool. 15: 225-255.
- POWERS, J. H. 1912. *A case of Polymorphism in Asplanchna simulating a mutation*. Americ. Natural. 46: 441-462, 526-552.
- RAUH, F. 1963. *Untersuchungen über die Variabilität der Rädertiere: III. Die experimentelle Beeinflussung der Variation von Brachionus calyciflorus und Brachionus capsuliflorus*. Z. Morph. Ökol. Tiere 53: 61-106.

- ROUSSELET, C. F. 1913. *The Rotifera of Devils Lake*. Journ. Quekett microsc. Club, Ser. II, 12: 57-64.
- VOIGT, M. 1957. *Rotatoria. Die Rädertiere Mitteleuropas*. Berlin.
- WESENBERG-LUND, C. 1930. *Contributions to the Biology of the Rotifera: II. The Periodicity and Sexual Periods*. Kopenhagen.
- 1939. *Biologie der Süßwassertiere*. Wien.
- WIERZEJSKI, A. 1893. *Rotatoria Galicyi*. Krakau.
-